Beiträge
zur
Kenntnis des Stickstoff-Haushalts von Blättern unter der Wirkung photoperiodischer Behandlung

von

Rolf Brinkmann
aus Zebelin, Kreis Dannenberg

Göttingen 1960

Beiträge
zur
Kenntnis des Stickstoff-Haushalts von Blättern unter der Wirkung photoperiodischer Behandlung

DISSERTATION
zur Erlangung des
DOKTORGRADES
der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Georg-August-Universität
zu Göttingen

vorgelegt von

Rolf Brinkmann
aus Zebelin, Kreis Dannenberg

Göttingen 1960

D 7

Berichterstatter : Prof. Dr. R. Harder
Mitberichterstatter: Prof. Dr. A. Pirson

Tag der mündlichen Prüfung: 20. VII. 1960

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Inhalt.

	Seite
Einleitung	1
Methodik	
a) Anzucht des Pflanzenmaterials	3
b) Konservierung des Pflanzenmaterials	3
c) Analyse des Stickstoffgehalts	4
Experimenteller Teil	
I. Vorversuche	
a) Vergleichbarkeit der Blatthälften	7
b) Variation der Extraktionsmethode	8
c) Vergleich von Hitzekonservierung und Gefriertrocknung	10
II. Hauptversuche	
A. Versuche an Phaseolus multiflorus	
a) Wirkung des Dekapitierens	12
b) Verschiebungen des N-Gehalts der Blätter im Verlauf eines Licht-Dunkelwechsels	13
c) Vergleich der Primärblätter von Lang- und Kurztagexemplaren	20
B. Versuche an Kalanchoe blossfeldiana	
a) N-Gehalt verschiedener Sprossabschnitte	22
b) Verschiebungen des N-Gehalts der Blätter während der photoperiodischen Behandlung	24
c) Diurnale Schwankungen des N-Gehalts der Blätter	28
Diskussion	31
Zusammenfassung	37
Literatur	39

Bereits frühzeitig vor der Entdeckung des Photoperiodismus hatte KLEBS (1904) die Ansicht vertreten, für die Auslösung der Blütenbildung spiele die Einregulierung eines hohen C/N-Quotienten eine entscheidende Rolle. Wenn sich diese Theorie auch nicht hat halten lassen, so deuteten doch später die Ergebnisse zahlreicher experimenteller Studien auf mögliche Zusammenhänge zwischen dem N-Stoffwechsel und der Blüteninduktion hin.

Insbesondere durch die Entdeckung von GARNER und ALLARD (1920), wonach der Übergang zur reproduktiven Fortpflanzung von der täglichen Beleuchtungsdauer bestimmt werden kann, wurden mehrere Untersuchungen ausgelöst, welche den Einfluss von verschiedenen Licht-Dunkel-Rhythmen auf Absolutmenge und Zusammensetzung der N-Fraktion grüner Blätter zum Gegenstand hatten (MURNEEK 1937, NIGHTINGALE 1927, PARKER and BORTHWICK 1939, RAU 1954, SIRCAR and DE 1948, MADAN 1956).Für eine unmittelbare Wirkung des Lichts auf den Proteinstoffwechsel haben sich bisher keine Befunde ergeben, welche ausreichen könnten, andere Annahmen überflüssig zu machen (ZALESKI 1909, VOSKRESENSKAJA und GRISCHINA 1959). Die Beurteilung von Verschiebungen im Gleichgewichtssystem von Synthese- und Proteolysevorgängen wird durch die Beteiligung des Lichts in Form der Tagesrhythmik sehr erschwert, zumal die verschiedensten physiologischen Prozesse davon mitbetroffen werden, welche selbst wiederum an der Steuerung des Verhältnisses von Proteinsyntnese zu Hydrolyse mitwirken können.

Diurnale Mengenverschiebungen des Gehalts an Eiweiss und löslichen N-Verbindungen in den Blättern wurden häufig beschrieben, ohne dass in jedem Fall eine zuverlässige Deutung der zugrundeliegenden Vorgänge möglich ist. Obwohl die Frage der Bezugsgrössen in diesem Zusammenhang gründlich erörtert worden ist (CHIBNALL 1923, DENNY 1930,1932, GOUWENTAK 1929), bleiben viele Unzulänglichkeiten bestehen,welche

die Erfassung wichtiger Faktoren (z.B. Transportvorgänge und ihre periodische Änderung) verhindern. Die vorhandenen Angaben sind lückenhaft, worauf auch MC KEE (1958) hinwies. Einige Beobachtungen lassen regelmässige Erscheinungen vermuten (CHIBNALL 1924, MOTHES 1926, MASKELL and MASON 1929, PHILLIS and MASON 1942a, HEMBERG und FLÜCK 1953), andere dagegen lassen entweder jede Regelmässigkeit vermissen oder geben überhaupt keine stofflichen Veränderungen des N-Haushalts zu verschiedenen Tageszeiten zu erkennen (DENNY 1930, 1932, SMIRNOW 1928, GOUWENTAK 1929, CURTIS 1935, LEONARD 1936). Fast alle hier aufgezählten Autoren analysierten ihr Material jeweils nur anhand weniger Ernten zu den verschiedenen Tagesabschnitten.

Die Untersuchung diurnaler Rhythmen, die gerade durch den Photoperiodismus besondere Bedeutung erlangten, erfordert allerdings eine grössere Ausführlichkeit. BÜNNING (1958, 1960) konnte auf Grund von derartigen Studien die Eigenrhythmik der Organismen dazu heranziehen, das verschiedene photoperiodische Verhalten mit diurnalen Abläufen in Zusammenhang zu bringen.

Im Zusammenhang mit ersten stoffwechselphysiologischen Untersuchungen an Kalanchoe blossfeldiana (METZNER 1955, MADAN 1956, GULICH 1960) erschien es nun von Interesse, an Pflanzen, welche sowohl in ihrem photoperiodischen Verhalten bekannt als auch hinsichtlich diurnaler Rhythmen bereits studiert wurden, die Zusammensetzung der Stickstoff-Fraktionen im Verlauf einer photoperiodischen Behandlung zu bestimmen. Weiterhin sollte geprüft werden, ob sich tagesperiodische Änderungen erfassen lassen,und ob deren Verlauf Rückschlüsse auf eine endogene Komponente ziehen lässt.

Methodik.

a) Pflanzenmaterial : Die Versuche wurden mit zwei in ihrem Stoffwechsel deutlich verschiedenen Pflanzen durchgeführt: mit der sukkulenten Crassulacee Kalanchoe blossfeldiana("Hybride") und mit Phaseolus multiflorus.

Anzucht und Vorbehandlung von Kalanchoe blossfeldiana entsprachen den bei METZNER (1955), MADAN (1956) und GULICH (1960) angegebenen Bedingungen. Wie bei den einzelnen Versuchen näher ausgeführt, wurden Pflanzen verschiedenen Alters und verschiedener Grösse benutzt. Die geernteten Blätter entstammten je zwei bis drei Wirteln des oberen (Blätter 1 cm, gelbgrün), mittleren (Zone der maximalen photoperiodischen Empfindlichkeit) und unteren Sprossabschnittes. Verglichen wurde die Wirkung des optimal induzierenden Kurztages (9:15 Stunden) mit der eines natürlichen bzw. durch Zusatzbeleuchtung erzwungenen Langtages; dabei wurde auf das sogenannte "Störlicht" (HARDER und BODE 1943) verzichtet und stattdessen das Zusatzlicht (100 W-Glühbirnen in 50 cm Abstand) jeweils so geboten, dass eine zusammenhängende Lichtphase gegeben war. Für die einzelnen Versuchsreihen wurden aus dem an sich schon sehr homogen angezogenen Pflanzenmaterial jeweils Exemplare gleicher Grösse, Blattzahl und Wirtelhöhe ausgewählt; falls notwendig, wurden absterbende Blätter entfernt. Jede Pflanze war unverzweigt.

Die Pflanzen von Phaseolus multiflorus wurden aus handelsüblichem Samenmaterial der Sorten "Preisgewinner" und "Zweifach Prunk" unter denselben Gewächshaus-Bedingungen wie Kalanchoe blossfeldiana aufgezogen. Samen gleicher Grösse wurden vorgequollen und anschliessend in gesiebter Gartenerde zum Keimen gebracht. Im Winter bekamen die Keimpflanzen bis zur Entfaltung ihrer Primärblätter Dauerlicht (Intensität wie bei Kalanchoe, s.o.). Falls nicht anders vermerkt, wurden die Pflanzen laufend dekapitiert. Dieser Eingriff, mit dem schon EHRENBERG (1950) die Pflanzen in einem physiologisch aktiveren Zustand erhielt, wurde hier vorgenommen, um durch wachsende Teile bedingte Translokationsströme auszuschalten (GOUWENTAK 1929, MOTHES 1931, SMIRNOW 1928). In den Klimakammer-Versuchen wurden die Pflanzen mit Hochdruck-Quecksilberdampflampen (Philips HPL 400 W, mit Leuchtstoffbelag) angestrahlt; dabei betrug die Beleuchtungsintensität in Höhe der Primärblätter 8-10 000 Lux. Die Pflanzen, die für die Analyse diurnaler Veränderungen vorgesehen waren, wurden regelmässig zu gleichen Zeiten und mit gleichen Wassermengen gegossen; dabei wurden die Blätter nicht benetzt.

b) Konservierung des Pflanzenmaterials : Nachdem sich in Vorversuchen die Heisstrocknung der geernteten Blätter als unbrauchbar erwiesen hatte (s.S.10 ff.), wurde folgender Arbeitsgang eingehalten:

Die ohne Stiel abgetrennten Blätter bzw. Blatthälften (ohne Mittelrippe) wurden rasch gewogen, gewaschen und

zwischen Fliesspapier abgetrocknet. Unmittelbar anschliessend wurden sie in CO_2-Schnee eingelegt und nach dem Erstarren mit einer überschüssigen Menge von Trockeneis zermörsert. Der Zeitraum vom Abernten bis zur Fixierung betrug 10-15 Minuten. Das in Petrischalen ausgebreitete Blattpulver wurde im Vakuumexsikkator (Vakuum einer zweistufigen Röntgenpumpe) über Schwefelsäure vorgetrocknet. Die endgültige Trocknung erfolgte über P_2O_5. Es resultierte ein sehr lockeres und - im Gegensatz zu dem heissgetrockneten Material - auffallend poröses Pulver, mit welchem sofort Trockengewichts-Bestimmungen durchgeführt wurden.

Für die Analysen wurde das Pulver weiter zerkleinert. Dazu wurden die groben Teilchen so lange abgesiebt und staubfein zermörsert, bis die Probe völlig einheitlich und gut durchmischt war. Diese Massnahme erwies sich für die Begrenzung der Fehlerbreite bei den Analysenwerten als unumgänglich.

c) Analyse des Stickstoff-Gehaltes : Das homogenisierte Pulver wurde lufttrocken verwendet. Abgewogene Mengen (je nach N-Gehalt 20-50 mg) wurden mit 1 ml konzentrierter Schwefelsäure und einer Spatelspitze von Wieningers Reaktionsgemisch (Merck) verascht. Die Kjeldahl-Bestimmungen wurden jodometrisch ausgeführt, d.h. die in der Vorlage in jodathaltiger n/100 Schwefelsäure aufgefangene NH_3-Menge gegen Thiosulfat zurücktitriert.

Die Abtrennung des löslichen N (lN) erfolgte durch Hitzekoagulation des Trockenpulvers in 5%iger Trichloressigsäure. Probenmengen von 100 mg wurden mit einer Spatelspitze Quarzmehl und wenig Extraktionsmittel (5%ige TCE) zu einer Paste zerrieben, welche nach mikroskopischer Kontrolle eine zellfreie Suspension darstellte. Diese liess sich mit weiteren abgemessenen Mengen des Extraktionsmittels (bis zu 5 Portionen) quantitativ aus dem Mörser in ein Zentrifugenglas überführen. Dessen Inhalt (10 ml) wurde auf dem Wasserbad 10 min lang zum Sieden gebracht. Danach blieben die verschlossenen Gläser für 10 Stunden bei einer Temperatur von $+1^{\circ}C$ stehen.

Nach einer derartigen Behandlung liessen sich die Extrakte am besten von Rückstand und Niederschlag trennen. Dabei wurde die zeitraubende Filtration durch Zentrifugieren ersetzt, ohne dass eine Abweichung auftrat. Das Sediment musste dabei zweimal in je 2 ml kalter Trichloressigsäure suspendiert und wieder abzentrifugiert werden (3000 g, 10 min). Die gesammelten Waschfraktionen wurden mit dem Extrakt zusammen eingedampft, verascht und wie oben angegeben analysiert.

Alle Bestimmungen (Gesamt-N, löslicher N) wurden 3-5fach ausgeführt. Der mittlere Fehler der Mittelwerte (σ_M) lag für die Werte des Gesamt-N (GN) bei $\pm$ 1% , für die σ_M des löslichen Stickstoffs (lN) war er noch niedriger. Ein Beispiel für die erreichte Genauigkeit gibt Tabelle 1 (S.5). In den weiteren Tabellen sind die angegebenen Mittelwerte der Analysendaten auf das Trockengewicht bezogen. Da das

Trockengewicht nur eine unter mehreren möglichen Bezugsgrössen ist, wurden diese Werte noch weiter umgerechnet. Dazu stand der Quotient "Trockengewicht/Frischgewicht" (% TG/FG) zur Verfügung; er gestattete prinzipiell, die Analysendaten auf das Frischgewicht zu beziehen. Dieser

Tabelle 1 .
Streuung der Analysenwerte.

Proben-Nr.	Gesamt-N [1])	löslicher N [1])	lN/GN [2])
I	3,46 3,46 3,46 3,46	0,695 0,695 0,699 0,692	20,10±0,02
II	3,74 3,74 3,74 3,73 3,71	0,695 0,689 0,685 0,685	18,45±0,03

[1]) angegeben in Prozent des Trockengewichts (TG)
[2]) angegeben in Gramm lN / 100 Gramm GN (Mittelwerte aus 16 bzw. 20 Einzelwerten; vergl.Tab.2)

Wert ist zwar stets berechnet worden; doch soll auf ihn kein zu grosses Gewicht gelegt werden, da beim Präparieren von gefriergetrocknetem Material ein quantitatives Arbeiten (im Hinblick auf Trockengewichts-Bestimmungen) nicht in dem Masse möglich ist wie beim Hitzetrocknen. So treten z.B. beim Überführen des eingefrorenen, zerkleinerten Materials aus dem Mörser Verluste auf. Die Übereinstimmung zwischen den entsprechenden Wertepaaren der Proben ist zwar in den meisten Fällen sehr gut (s. Tab.6,S.11), doch mussten gelegentlich (sichtbare Substanzverluste!) einzelne Werte verworfen werden.

Für den löslichen Stickstoff wurde als Bezugsgrösse der Gesamt-Stickstoff (GN) zusätzlich herangezogen. Zur Ermittlung des Wertes "Gramm löslicher N / 100 Gramm Gesamt-N" (% lN/GN) dienten die Mittelwerte der Analysendaten. Etwas anders wurde bei der Auswertung solcher Versuche verfahren, die mit der Blatthälften-Methode durchgeführt waren: Da hierbei die Streuung des Wertes "lN/GN" bekannt sein musste, wurden sämtliche möglichen Wertepaare einander gegenübergestellt. Ein Beispiel dafür ist der Tabelle 2 (S.6) zu entnehmen; sie enthält die Analysen- Einzelwerte einer Versuchsgruppe und die aus ihnen durch Kombination ermittelten Prozentwerte (% lN/GN). Angegeben ist ferner

das arithmetische Mittel M aus allen Kombinationen und der zugehörige mittlere Fehler (σ_M; s.auch Tab.1,S.5),

Tabelle 2 .
Berechnung des Wertes "Gramm lN/100Gramm GN".

Gesamt-Stickstoff	Löslicher Stickstoff			
	0,695	0,685	0,685	0,689
3,74	18,58	18,32	18,32	18,42
3,74	18,58	18,32	18,32	18,42
3,74	18,58	18,32	18,32	18,42
3,71	18,73	18,46	18,46	18,57
3,73	18,63	18,36	18,36	18,47

$M = 18{,}45; \sigma_M = \pm 0{,}028$

welcher nach der Formel

$$\sigma_M = \pm \sqrt{\frac{\Sigma v^2}{n(n-1)}}$$

berechnet wurde.

Auf weitere Bezugsgrössen musste verzichtet werden; so konnte z.B. die Blattfläche nicht bestimmt werden, weil besonderer Wert auf eine schnelle Konservierung gelegt wurde.

Experimenteller Teil.

I. Vorversuche.

a) Vergleichbarkeit der Blatthälften : Bereits EHRENBERG (1950) wandte die Blatthälften-Methode bei Phaseolus multiflorus an und legte dabei die zur Analyse des Ferment-Stoffwechsels notwendigen Voraussetzungen fest. Inwieweit diese Art des Vergleichens den natürlichen physiologischen Verhältnissen gerecht wird, versuchte für die Beobachtung des Stickstoff-Haushalts DENNY (1930, 1932) zu klären. In der Tabelle 3 (S.7) soll ein Beispiel für die Homogenität eines Blattprobenpaares gegeben werden. Dabei handelt es sich um gleichzeitig geerntete Primärblatt-Hälften von fünf Pflanzen (insgesamt 10 Hälften je Probe I und II). Die Streuung (σ_M) zeigt, dass die Werte innerhalb der Fehlergrenze über-

Tabelle 3 .
Vergleichbarkeit von Blatthälften.

Nr.	Frisch- (g)	Trockengew. (g)	%/FG	Gesamt-N %/TG	‰/FG	Löslicher N %/TG	‰/FG	%/GN $\pm \sigma_M$
I	11,75	1,510	12,9	2,85	3,66	0,417	0,536	14,64±0,03
II	11,85	1,490	12,6	2,85	3,58	0,419	0,527	14,69±0,07

einstimmen. Dieses günstige Ergebnis ist natürlich eine Vorbedingung für die folgende Untersuchung, darf jedoch nicht verallgemeinert werden: Es lässt sich nicht völlig ausschliessen, dass nicht doch in einigen Fällen präformierte Unterschiede zwischen zwei zusammengehörigen Blatthälften auftreten. Es scheint so, als ob auch bei bester Selektion eine absolute Einheitlichkeit nicht immer zu erzielen ist. Durch Zusammenfassung mehrerer Blatthälften zu einer Probe wird aber auch dieser Fehler weitgehend ausgeschaltet.

Dass der Anwendung der Methode zeitliche Grenzen gesetzt sind, konnte bereits EHRENBERG (1950) nachweisen. Die Wir-

kung des Wundeffektes bei den eigenen Untersuchungen demonstrieren die Zahlen der Tabelle 4 (S.8). Dazu wurden je 10 Blatthälften im Abstand von 3 Stunden (1a - 1b bzw. 2a - 2b) bzw. 26 Stunden (3a - 3b) zu gleichen Tageszeiten geerntet. Ob die bei länger dauernder Teilung des Blattes ausgelöste

Tabelle 4 .
Wirkung dessWundeffektes auf die Stickstoff-Fraktionen von Phaseolus-Blättern.

Nr.	Zeit-diff.	Frisch- (g)	Trockengew. (g)	%/FG	Gesamt-N %/TG	‰/FG	Löslicher N %/TG	‰/FG	%/GN
1a	0)3	12,45	1,264	10,1	4,94	4,98	0,790	0,797	16,00
1b		12,74	1,297	10,1	5,03	5,10	0,839	0,850	16,68
2a	3	10,43	1,265	12,1	4,32	5,21	0,661	0,797	15,32
2b		11,58	1,391	12,0	4,40	5,30	0,701	0,844	16,07
3a	26	11,83	1,324	11,2	4,58	5,13	0,746	0,836	16,11
3b		12,40	1,352	10,9	4,66	5,08	0,987	1,076	21,16

0) zeitliche Differenz zwischen den Ernteterminen in Stunden

Anhäufung von löslichem Stickstoff auch eine Folge von "Aufstauung" sein kann, soll hier nicht interessieren; man müsste dann annehmen, dass durch die Teilung des Blattes der Abtransport gebremst würde, ohne dass gleichzeitig die Zuleitung beeinträchtigt wird. Soweit nicht ausdrücklich anders erwähnt, wurde bei den eigenen Versuchen der Abstand von zwei bis drei Stunden zwischen den Ernten der Blatthälftenpaare eingehalten.

b) Variation der Extraktionsmethode : Zur Prüfung der Extraktionsmethode wurden Parallelbestimmungen an 100 mg-Proben desselben Blattpulvers (Phaseolus-Material)

a) extrahiert wie im methodischen Teil angegeben (s.S. 4);
b) ohne vorhergehende Hitzekoagulation extrahiert;
c) extrahiert wie a), jedoch statt des Zentrifugierens filtriert;
d) extrahiert wie b), jedoch statt des Zentrifugierens filtriert.

Das Ergebnis (N-Gehalt der einzeln analysierten Fraktionen in mg) ist in der Tabelle 5 (S.9) zusammengestellt. Es zeigt, dass das Auswaschen ins Filtrat langsamer erfolgt, dass die dritte Waschfraktion in allen Serien vernachlässigt werden darf und dass die Übereinstimmung zwischen den endgültigen Werten von Filtraten und Zentrifugaten dazu berechtigt, dem Zentrifugieren aus technischen Gründen den Vorzug zu geben.

Tabelle 5 .
Extrahierbarkeit des löslichen Stickstoffs der Phaseolus-Blätter.

Extraktion mit vorhergehender Hitzekoagulation					
Experiment Nr.	1	2		3	4
a) Zentrifugat	0,5162	0,5079	c) Filtrat	0,4353	0,4372
1.Wasch-Fr.	0,0251	0,0279	1.W.-Fr.	0,0837	0,0780
2. "	0,0139	0,0140	2. "	0,0279	0,0334
3. "	0,0084	0,0056	3. "	0,0084	0,0111
	0,5636	0,5554		0,5553	0,5597
Extraktion ohne vorhergehende Hitzkoagulation					
Experiment Nr.	5	6		7	8
b) Zentrifugat	0,3655	0,3767	d) Filtrat	0,3293	0,3293
1.Wasch-Fr.	0,0307	0,0279	1.W.-Fr.	0,0530	0,0558
2. "	0,0167	0,0167	2. "	0,0295	0,0223
3. "	0,0112	0,0084	3. "	0,0084	0,0084
	0,4241	0,4297		0,4202	0,4158

Die Heissextraktion erhöht die Ausbeute gegenüber der Kaltextraktion um ca 30 % . Die erstere wurde beibehalten, da bei der Kaltextraktion - besonders bei Kalanchoe-Proben - eine saubere Trennung vom Unlöslichen nicht immer gewährleistet war.

Es ist allerdings zu vermuten, dass diese Behandlung nicht bloss eine gesteigerte Extraktion, sondern unter Umständen auch eine Vermehrung des löslichen N auf Kosten des Eiweiss-Stickstoffs, d.h. eine Protein-Hydrolyse hervorrufen kann. Eine solche Hydrolyse würde sich durch Vergrösserung des

Quotienten lN/GN bemerkbar machen. Diese Frage wurde durch eine Aufarbeitung von einheitlichem Material nach beiden Extraktionsverfahren näher untersucht. In der Abbildung 1 (S. 10) sind die Differenzen der Quotienten lN/GN aufgetragen, welche zwischen zwei aufeinanderfolgenden Ernteterminen

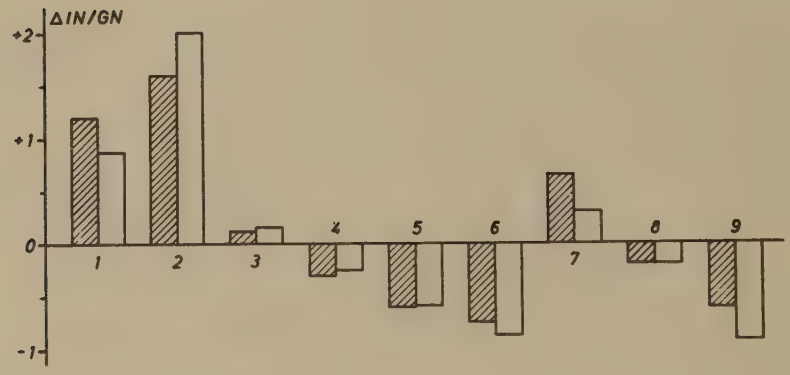

Abb. 1 . Vergleich von Heiss- und Kaltextraktion.

heiss extrahiert kalt extrahiert

gemessen wurden. Die Gegenüberstellung zeigt, dass die zu erwartenden quantitativen Verschiebungen zwischen Kalt- und Heissextraktion das Bild der zu beobachtenden Veränderungen nicht wesentlich beeinflussen.

c) Vergleich von Hitzekonservierung und Gefriertrocknung : In Tabelle 6 (S.11) wird der verschiedene Gehalt an löslichem N in gefrier- und heissgetrockneten Blattpulvern gegenübergestellt. Da sich in beiden Serien sowohl der GN-Gehalt als auch das Trockengewicht (in % vom Frischgewicht) nur unwesentlich unterscheiden, muss eine Verschiebung der unlöslichen gegenüber der löslichen Fraktion, d.h. Eiweisszer-

störung und Anreicherung der Spaltprodukte stattgefunden haben. Das Ausmass dieses Abbaus ist trotz einheitlich durchgeführter Heisstrocknung (105°C, 12 Stunden) nicht konstant. Die beteiligten Faktoren sollen hier nicht diskutiert werden. Dass zumindest bei Kalanchoe der verschiedene Wassergehalt eine Rolle spielt, wird daran erkenntlich, dass die Organe unterschiedlichen Sukkulenzgrades bei dieser Pflanze eine verschieden ausgeprägte Hydrolyse zeigen: Die wasserreicheren unteren Blätter haben unter der Hitze-

Tabelle 6 .
Wirkung von Hitzekonservierung und Gefriertrocknung auf versch.Organe von Kalanchoe blossfeldiana.

	Trockengew. %/FG		Gesamt-N %/TG		Löslicher N *) %/TG		%/GN		°)
	G	H	G	H	G	H	G	H	
untere Blätter	8,4 7,8	8,1 7,2	2,40 2,50	2,47 2,71	0,442 0,435	0,569 0,634	18,04 17,40	23,04 23,39	
obere Blätter	11,9 9,3	11,3 10,3	2,29 2,29	2,32 2,36	0,380 0,339	0,466 0,412	16,59 14,8o	20,09 17,46	

*) %TG/FG : g Trockengewicht / 100 g Frischgewicht
%GN/TG : g Gesamt - N / 100 g Trockengew.
%lN/TG : g Löslicher N / 100 g Trockengew.
%lN/GN : g Löslicher N / 100 g Gesamt - N

°) G : gefriergetrocknete Proben
H : heissgetrocknete Proben

einwirkung ca 30 % , die oberen Blätter demgegenüber nur ca 20 % mehr löslichen N angehäuft. Diese "Hydrolyse" wurde an zwei Parallelgruppen von je vier Pflanzen in den Blättern der 6.-8.(oben) und 10.-13.(unten) Wirtel beobachtet, wobei jeweils das eine der dekussiert stehenden Blätter heiss-, das andere gefriergetrocknet wurde.

Trotz des geringeren Wassergehalts der Phaseolus-Blätter ist für diese die Heisstrocknung noch weniger zu gebrauchen als für Kalanchoe. Der Hitze-Effekt ist bei ihnen ungleich stärker ausgeprägt; der lN-Genalt ist um mindestens 50 % gegenüber gefriergetrockneten Proben vermehrt, Steigerungen um 100 % sind keine Seltenheit.

II. Hauptversuche.

A. Versuche an Phaseolus multiflorus.

a) Wirkung des Dekapitierens : Die Verlangsamung des Eiweiss-Stoffwechsels der Blätter mit zunehmendem Alter wurde schon früh beobachtet (MOTHES 1926, 1931, MOTHES,ENGELBRECHT und KULAJEWA 1959, SMIRNOW 1928).Wie schon seinerzeit vermutet, ist dabei nicht ausschliesslich der Eigenstoffwechsel des alternden Blattes bedeutsam, sondern ebenso die konkurrierende Wirkung der übrigen oberirdischen Organe, und zwar deren Konkurrenz um die Stoffzuleitung aus der Wurzel. Die folgenden Zahlen können diesem Bild eingefügt werden : Nach Tabelle 7 (S. 12) ergibt ein Vergleich der Zusammensetzung von drei verschiedenen Blattstadien (Mittelwerte aus 20 Ver-

Tabelle 7 .
Vergleich verschiedener Blattstadien.

	Frisch- (g)	Trockengew. (g)	%/FG	Gesamt-N %/TG	‰ /FG	Löslicher N %/TG	‰/FG	%/GN
Primär-blätter	10,26	1,732	17,02	1,36	2,30	0,263	0,448	19,54
Folge-blätter	6,16	1,228	20,09	1,77	3,54	0,294	0,587	16,90
Primbl. v.ent-gipf.Pfl.	16,68	3,395	20,28	1,81	3,71	0,310	0,625	16,77

suchsgruppen je fünf Pflanzen) eine verjüngende Wirkung des Dekapitierens. Die Primärblätter von laufend entgipfelten Pflanzen erreichen durch ihre absolut höhere Substanzproduktion in Bezug auf Trockengewicht und Wassergehalt die Zusammensetzung der physiologisch jüngeren Folgeblätter gleichaltriger unbeeinflusst gewachsener Pflanzen. Dagegen hat sich in den physiologisch älteren Primärblättern der intakten Pflanzen mehr löslicher Stickstoff - bezogen auf den Gesamt-N - angesammelt.

b) Verschiebungen des N-Gehalts der Blätter im Verlauf eines Licht-Dunkelwechsels : Bei den hierzu ausgeführten Versuchen wurde nach der Blatthälften-Methode verfahren (ausser Versuch A), indem die Pflanzen zu Gruppen von 4-5 Stück zusammengestellt und in Abständen von zwei bis drei Stunden jeweils halb abgeerntet wurden; die zusammengehörigen Wertepaare a (erste Blatthälfte) - b (nachträglich geerntete zweite Blatthälfte) lassen sich bei gestaffelter Lage der Erntetermine in einem kurvenartigen Schema zusammenfassen, wodurch ihre Differenzen den zeitlichen Verlauf stofflicher Verschiebungen zu erkennen geben. Bei dieser Art der Anordnung könnten an sich die absoluten Differenzen der Wertepaare eingesetzt werden, ohne dass selbst grössere Streuungen im Material die Darstellung beeinträchtigen würden. In den folgenden Diagrammen wurde aber stattdessen die Verschiebung des Wertes "1N/GN" in seiner relativen Grösse dargestellt, d.h. die beobachtete Differenz zwischen zwei Blatthälften wurde jeweils auf den Ausgangswert bezogen. Für die Abbildungen 2-4 (S.14 ff.) (desgl. auch Abb. 6-7, S.25 ff.) wurden darüberhinaus die auf diese Art gewonnenen Kurven nach einem Verfahren geglättet, wie es schon METZNER (1955) für seine Ergebnisse anwandte (van SANDEN 1948,S.90): Die Werte von jeweils drei aufeinanderfolgenden Ernteterminen wurden zu einem Mittelwert zusammengezogen, so dass die in den Abbildungen für eine bestimmte Tageszeit (bzw. für einen bestimmten Tag in den Abb.6 a-d) eingesetzten Punkte immer dem Mittelwert aus den Daten des angegebenen, des vorhergehenden und des darauffolgenden Erntetermins entsprechen.

Versuch A : Von einer Serie vier Wochen alter, dekapitierter Pflanzen (Jan./Febr.) wurden ganze Primärblätter der in regelmässigen Abständen abgeernteten Gruppen verwendet. Die Pflanzen waren im natürlichen Wintertag (ca. 9:15) aufgewachsen. Dieser Versuch zeigte ein mittägliches Maximum des Gesamt-N-Gehalts neben einem mitternächtlichen Minimum. Parallel dazu schwankte der Wassergehalt; die Änderungen des Anteils an löslichem N stimmten zeitlich nicht ganz damit überein. Es ist aber zu bedenken, dass die Streu-

ung der absoluten Werte von Pflanze zu Pflanze zu gross ist, um auf diesem Wege ein zuverlässiges Bild zu bekommen. Daher sollen weitere Ergebnisse nur auf dem Wege über eine Auswertung der Blatthälften-Messungen gewonnen werden.

Versuch B : Dieser Versuch besteht aus drei Serien, welche (wie auch in den beiden folgenden Versuchen) zur gleichen Zeit nebeneinander aufgezogen wurden. Es wurden sieben Wochen alte Pflanzen aus dem Langtag (16:8, 4^{oo}-20^{oo}, Mai/Juni) jeweils in Gruppen zu fünf Exemplaren verwandt. Eine Hälfte von ihnen war von Anfang an laufend dekapitiert

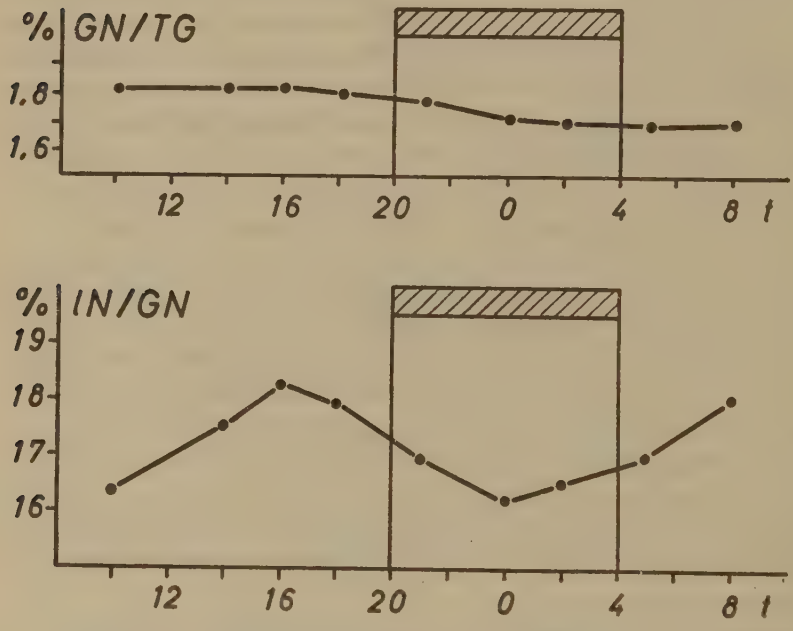

Abb. 2a . Tagesverlauf der Schwankungen des N-Gehalts in den Folgeblättern von Phaseolus (s.Versuch B2).

worden; ihre Primärblätter (B3) wurden mit solchen von normal gewachsenen Pflanzen (B1) und deren Folgeblättern (B2) verglichen. Die Wirkung des Dekapitierens ist teilweise

schon anhand der Mittelwerte betrachtet worden (s.Tab.7,S.12). Werden die Differenzen der Wertepaare in der angegebenen Weise zu Kurven aneinandergereiht (Abb.2a,b,S.14,15), so kann man in allen Serien Schwankungen des lN-Gehalts -bezogen auf den Gesamt-N - beobachten. Sie bestehen in einer schon mehrere Stunden vor Tagesende einsetzenden Abnahme

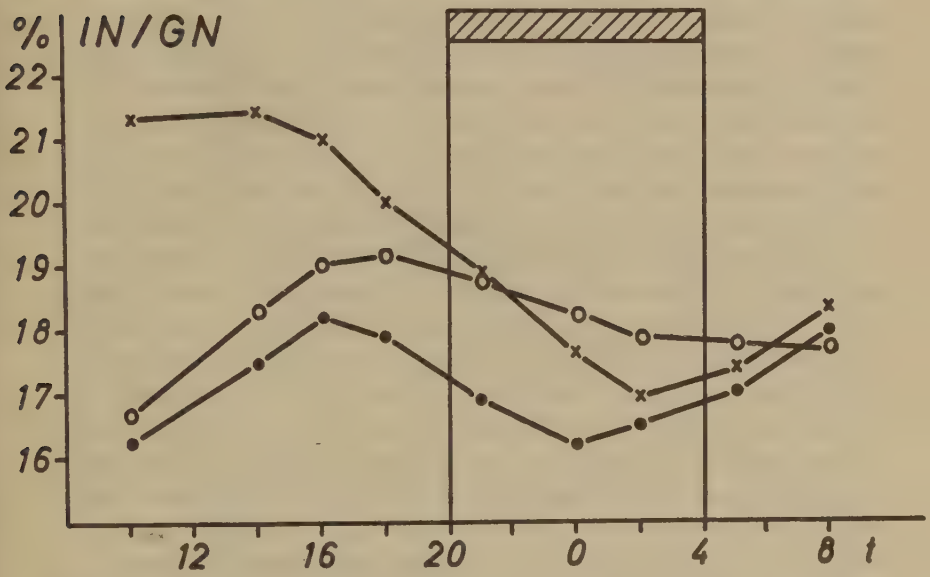

Abb. 2b . Tagesverlauf der Schwankungen des Wertes "lN/GN" in den Primär- und Folgeblättern von Phaseolus multiflorus.
x———x Primärbl.v.normalen Pflanzen (B1),
•———• Folgebl.v.normalen Pflanzen (B2),
o———o Primärbl.v.dekapit. Pflanzen (B3).

und einer - von den Primärblättern der dekapitierten Pflanzen abgesehen - noch während der Dunkelheit erfolgenden Zunahme. Dieser Rhythmus des lN-Gehalts - bezogen auf den GN-Gehalt - zeigte sich auch bei Verwendung der übrigen Bezugsgrössen mehr oder weniger deutlich. Der GN-Gehalt - bezogen auf das Trockengewicht - blieb während der Versuchszeit annähernd konstant.

Versuch C : In diesem Versuch sollte der Einfluss des Wasserhaushalts auf den Verlauf der Tageskurve geprüft werden. Dazu kamen zwei Serien je für zehn Tage in Klimakammern mit konstanter Temperatur (20°C). Die dekapitierten Pflanzen wurden im Alter von drei Wochen (Juni/Juli) in Gruppen zu vier Stück geerntet. Zur Nachahmung rhythmisch wechselnder Aussenfaktoren wurde die relative Luftfeuchtigkeit synchron mit dem Licht-Dunkelwechsel (Kunstlicht-Tag 12:12) geändert, so dass eine Serie während der Lichtzeit in annähernd wassergesättigter Atmosphäre (95 % rel. LF.) und während der Nacht in sehr trockener Luft stand (45 % rel. LF.,C1,"tags feucht"); die zweite Serie dagegen erhielt den inversen Rhythmus (C2,"tags trocken"). Die Versuchsanlage erreichte die jeweiligen Extremwerte innerhalb von 30-45 min nach Beleuchtungswechsel und hielt die gewünschten Bedingungen (95:45,bzw.45:95) während der zehn Versuchstage einwandfrei ein. Die geregelte Wasserversorgung der Pflanzen durch den Boden war in allen Fällen gleich: Im Begiessen (Menge, Zeitpunkt) unterschieden sich beide Serien nicht. Die verschieden behandelten Pflanzen wichen in ihrem Äusseren während des Versuchs und nach seinem Abschluss nicht voneinander ab. Zusammenhänge zwischen Transpirationsintensität und Stomata-Öffnung können nur vermutet werden auf Grund der bekannten Tatsache, dass Wasserdampfsättigung der Luft das Schliessen der Stomata verhindert, in trockener Luft dagegen - bei Temperaturen über 15°C - Spaltöffnungs-Schluss eintritt. (HEATH and MILTHORPE 1950,WILSON 1948). Dafür spricht auch die höhere Substanzproduktion der Reihe C1, die sich in dem gegenüber der Serie C2 verringerten GN-Gehalt der Trockensubstanz äussert und auf ungehemmter Assimilation während der Lichtphase beruhen mag. Im Wassergehalt - gemessen am % TG/FG - unterschieden sich die Serien nicht auffallend voneinander, dafür um so stärker im lN-Gehalt: In C2 sinkt er - bezogen auf den Gesamt-N - zu keinem Zeitpunkt unter den Maximalwert der Reihe C1. Dabei fällt auf, dass im Versuch C2 merkliche Verschiebungen der Messwerte überhaupt nicht stattfinden, während in C1 der schon beschriebene

Rhythmus nachzuweisen war. Inwieweit hier die Aussenbedingungen auf eine Transportrhythmik eingewirkt haben (etwa über die Tranpiration) müsste noch näher untersucht werden. (Abb. 3)

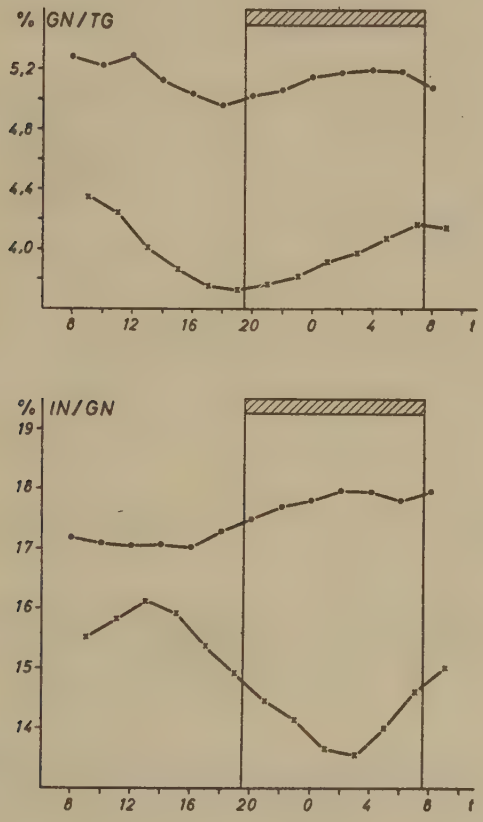

Abb. 3 . Tagesverlauf der Schwankungen des N-Gehalts von Primärblättern unter verschiedenen Aussenbedingungen.
×———× Serie C1, "tags feucht" (95:45),
●———● Serie C2, "tags trock." (45:95).

Versuch D : Dieser wie auch der folgende Versuch dienten dem Vergleich von Lang- und Kurztagserien. Die acht Wochen alten, dekapitierten Pflanzen hatten von der Aussaat an im 16stündigen bzw. 9stündigen Tag gestanden und wurden in Gruppen von vier Stück abgeerntet (Abb.4, Langtagserie D1, Kurztagserie D2; Juni/Juli). Nach Abschluss der Vorbehandlung war folgender äusserer Unterschied zwischen beiden

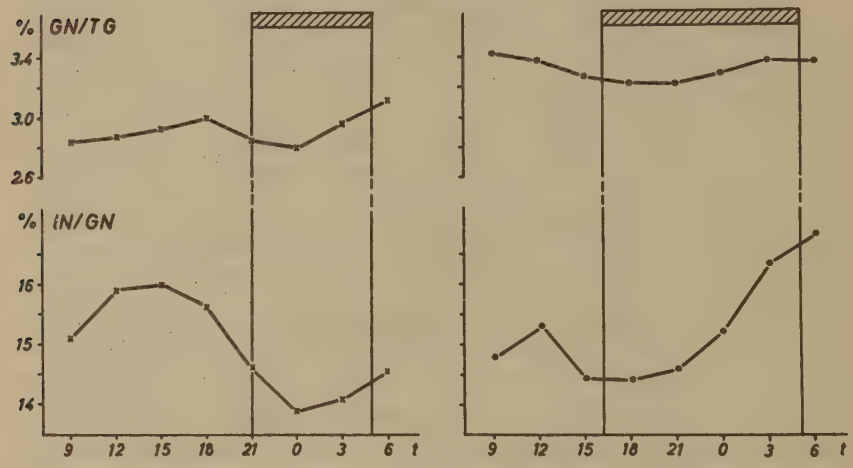

Abb. 4 . Tagesverlauf der Schwankungen des N-Gehalts von Primärblättern bei verschiedener Tageslänge.
×———× Serie D1, Langtag (16:8),
●———● Serie D2, Kurztag (9:15).

Pflanzengruppen zu erkennen: Die Pflanzen des Kurztages waren schwächer bewurzelt, zeigten dafür eine bis 5 cm lange rübenähnliche Verdickung des Hypokotyls, die in die Hauptwurzel überging; die des Langtages waren üppig bewurzelt, zeigten keine Hypokotylverdickung, dafür aber eine ausgeprägte Neigung zur Bildung von Adventivsprossen aus dem Wurzelhals (bei fortgesetzter Entgipfelung meist verbändert). In der Knöllchenbildung war kein Unterschied festzustellen. Die Kurztagpflanzen (D2) waren erwartungs-

gemäss in ihrer Stoffbilanz zurückgeblieben, wie es im erhöhten GN-Gehalt des Blattpulvers und ausserdem im geringeren "% TG/FG" zum Ausdruck kam. Der Verlauf der Tagesrhythmik war nur bei den Langtagpflanzen (D1) gut ausgeprägt, während die Kurven der Kurztagserie (D2) keine signifikante Änderung erkennen lassen. Aus den abgebildeten Daten geht hervor, dass - bezogen auf den GN - keine Vermehrung des löslichen N stattgefunden hat, obwohl in der Langnacht ein vergleichsweise stärker ausgedehnter Anstieg erfolgt. In der Kontrollserie (D1) war ausserdem das tägliche Maximum deutlicher mit einer anschliessenden lN-Abnahme verbunden. Wenn sich trotzdem das Niveau des lN-Gehalts nicht unterscheiden lässt, muss man mit der Wirkung von Transportvorgängen rechnen, welche bei einer derartigen Analyse verdeckt bleiben.

Versuch E : In den Monaten September/Oktober wurde noch einmal an vier Wochen alten, dekapitierten Pflanzen versucht, sowohl im Langtag als auch im Kurztag Schwankungen entsprechend denen im Versuch D zu erhalten. Leider bereitete deren Erkennung aber hier noch grössere Schwierigkeiten. Von dem angegebenen Rhythmus waren übereinstimmende Abschnitte nur stückweise und für einzelne Teile der gesamten Periode sichtbar. In der Langtagserie verlief der nachmittägliche Abfall, in der Kurztagserie der nächtliche Anstieg der Kurve " % lN/GN " unregelmässig.

Im Überblick erscheint es gerechtfertigt, anhand der Werte von "%lN/GN" einen rhythmischen Vorgang im N-Haushalt der Blätter anzunehmen, wobei die Extremwerte erst einige Stunden nach Beginn von Licht- und Dunkelzeit erreicht werden. Die "endogene" Natur dieser Erscheinung lässt sich nicht ohne weitere Beobachtung beweisen oder ausschliessen. Nur in einem Teil der Versuche (B1,C1 und D1) wurde der Verlauf klar und fast störungsfrei sichtbar; er liegt aber auch in den übrigen (B2,B3) vor oder ist zumindest stückweise zu erkennen (D2).Im Versuch C2 ist er wohl nicht zu erwarten. Meistens tritt er auch bei anderen Bezugsgrössen für den lN-Gehalt in Erscheinung. Es fällt auf, dass die Amplitude der Schwankungen bei den physiologisch älteren Primärblättern deutlicher hervortritt (B1, D1).

Im Gegensatz zu vielen älteren Befunden (s.Einleitung) spricht keine der hier gewonnenen Zahlen für eine nächtliche N-Auswanderung. Der N-Gehalt des Trockenpulvers blieb weitgehend konstant; die Absolutwerte für den Gesamt-Stickstoff liegen ohne erkennbare Tendenz über den ganzen Tag verstreut.

c) Vergleich der Primärblätter von Lang- und Kurztag-Exemplaren : Die Wirkung der verschiedenen Tageslängen, die im vorigen Abschnitt im Hinblick auf eine diurnale Rhythmik untersucht wurde, sollte - wie eingangs erwähnt - ausserdem gesondert daraufhin betrachtet werden, in welcher Weise sie sich stoffwechselphysiologisch für den N-Haushalt der Blätter äussert. Aufschlüsse für den Photoperiodismus sind dabei allerdings nicht zu erwarten, da die an Phaseolus angestellten Versuche keine Beobachtungen ermöglichen, die zu den als "Induktion" bezeichneten Prozessen in Beziehung gebracht werden könnten. Bekanntlich ist diese Pflanze photoperiodisch völlig indifferent und somit zur Gruppe der Tagneutralen zu rechnen.

Die im folgenden gewonnenen Daten können daher nur ein Bild der "Nachwirkung" verschiedener Tageslängen auf den allgemeinen N-Stoffwechsel bei Blättern liefern. Hierzu standen drei Versuchsgruppen zur Verfügung (alle Versuche März/April, ausser 1). Die Daten für drei in Tabelle 8 (S.21) berücksichtigte Serien stellen Mittelwerte dar, deren Unterschiede nicht wie individuelle Schwankungen bewertet werden dürfen; die dazu benutzten Einzelwerte entstammten Pflanzengruppen, welche zu verschiedenen Tageszeiten geerntet waren (ausser Serie 3).

Serie 1. Vier Wochen alte, dekapitierte Pflanzen waren in je einer Serie von der Aussaat (Sept./Okt.) an im Langtag (7^{oo}-23^{oo}, 16:8) bzw. im Kurztag (7^{oo}-16^{oo}, 9:15) angezogen worden, und wurden an einem Tag in regelmässigen Abständen geerntet; die Mittelwerte sind aus 20 Gruppen zu je vier Pflanzen gewonnen worden.

Serie 2. Acht Wochen alte, dekapitierte Pflanzen; jede Serie bestand aus 14 (Langtagpfl., 5^{oo}-21^{oo}) bzw. 18 (Kurztagpfl., 7^{oo}-16^{oo}) Gruppen je vier Pflanzen.

Serie 3. Pflanzen wie vor, bis zur Ernte dauernd im Langtag (eine Gruppe von 14 Stück, 5^{oo}-21^{oo}) bzw. für 15 Tage im Kurztag (7^{oo}-16^{oo}, eine Gruppe von fünf Stück). Die Ernte erfolgte an einem Tag und zur gleichen Zeit.

Allen Versuchen gemeinsam ist der zu erwartende höhere GN-Gehalt des Trockenpulvers in den Kurztagserien. Diese unterschiedliche Wirkung der beiden Tageslängen lässt sich am einfachsten auf das Zurückbleiben der Substanzproduktion, d.h. also Verschiebung der Bezugsgrösse zurückführen. Für die

übrigen gemessenen Grössen ergibt sich ein uneinheitliches Bild. Der Wassergehalt war bei den vier Wochen alten Pflanzen im Kurztag (Serie 1K) nicht erhöht (Tabelle 8,S.21),im Gegensatz zu den übrigen Serien; für eine signifikante Vermehrung des 1N hat dagegen die geringere Dauer des Versuchs

Tabelle 8 .
N-Gehalt der Primärblätter von Lang- und Kurztagexemplaren von Phaseolus multiflorus.

Serie Nr.o)	Frisch-gew.(g)	Trockengew. (g)	%/FG	Gesamt-N %/TG	‰/FG	Löslicher N %/TG	‰/FG	%/GN
1L	10,63	1,150	10,9	4,58	5,00	0,767	0,838	16,73
1K	13,99	1,480	10,5	4,98	5,23	0,865	0,909	17,40
2L	8,01	1,400	17,7	2,90	5,09	0,453	0,799	15,54
2K	9,95	1,303	13,2	3,37	4,45	0,528	0,699	15,62
3L	42,70	6,615	15,9	2,59	4,13	0,374	0,596	14,42
3K	11,75	1,510	12,9	2,85	3,66	0,417	0,536	14,64

o) K = Kurztagserie ; L = Langtagserie .

ausgereicht, während in den anderen Serien hierin - trotz der günstigeren Jahreszeit - eine auffallende Differenzierung zwischen den Lang- und Kurztagpflanzen nicht eingetreten ist. Ein gesetzmässiger Zusammenhang zwischen Alter, Wassergehalt und Tageslänge einerseits und der Menge an 1N bzw. dem Eiweiss/1N-Verhältnis andererseits scheint nach diesen Ergebnissen nicht zu bestehen. Für eine Beziehung des Wassergehalts zum 1N sind sogar beide Möglichkeiten verwirklicht: übereinstimmender 1N-Gehalt bei verschiedenem TG/FG und umgekehrt. Berücksichtigt man auch die Befunde zum diurnalen Verlauf, so darf man annehmen, dass der Kurztag auch nach längeren Zeiträumen nicht imstande ist, das Gleichgewicht von Proteolyse zu Proteinsynthese direkt, d.h. durch unterschiedliche Dauer der Dunkelzeit zu verschieben, sondern dass - falls es überhaupt zu Verschiebungen kommt - weitere Faktoren wirksam werden müssen, ehe die Bilanz geändert werden kann.

B. Versuche an Kalanchoe blossfeldiana.

a) Stickstoffgehalt verschiedener Sprossabschnitte: Bei dieser Pflanze erlaubt die sehr regelmässige Anordnung der Sprossorgane einen genauen Vergleich verschieden alter Blätter. Hierzu stehen die Ergebnisse aller im folgenden behandelten Versuche zur Verfügung, welche die Zusammensetzung von jeweils drei Sprossgliedern derselben Pflanze berücksichtigen :

1) unentwickelte Blätter am Vegetationskegel,
2) junge bis mittlere Blätter,
3) ausgewachsene alte Blätter;

die genauen Wirtellagen sind bei den einzelnen Versuchen angegeben. In der Tabelle 9 (S.22) sind für zwei Serien die Mittelwerte aus zwei (Langtagserie) bzw. vier (Kurztagserie) Versuchsgruppen zu je vier Pflanzen zusammengestellt;

Tabelle 9 .
Zusammensetzung verschiedener Blattwirtel.

Serie °)	Frisch-gew.(g)	Trockengew. (g)	%/FG	Gesamt-N %/TG	‰/FG	Löslicher N %/TG	‰/FG	%/GN
			alte	Blätter				
LT	14,20	1,117	8,1	2,45	1,98	0,439	0,355	17,91
KT	26,61	1,524	6,0	2,39	1,37	0,364	0,208	15,20
			junge	Blätter				
LT	4,36	0,485	11,1	2,29	2,54	0,360	0,400	15,70
KT	16,25	1,109	6,9	2,25	1,54	0,319	0,219	14,16
			Vegetationsspitzen					
LT	1,49	0,212	14,0	1,63	2,30	0,276	0,388	16,99
KT	5,10	0,422	8,3	2,02	1,67	0,402	0,334	20,02

°) KT = Kurztagserie ; LT = Langtagserie .

hierzu waren acht Monate alte, etwa 15wirtelige Pflanzen bis zur Ernte (März) in den Langtag (14:10) bzw. sechs Wochen vor der Ernte in den Kurztag (9:15) gestellt worden. Von den Langtagexemplaren wurden die Sprossgipfel (1.-3.Wirtel), von den Kurztagexemplaren die inzwischen stark entwickelten, etwa eine Woche alten Infloreszenzen und von beiden Gruppen die jungen bis mittleren (7.-8. Wirtel) und die alten Blätter (11.-12.Wirtel) analysiert.

In der Abbildung 5 (S.23) sind die Werte der Tabelle 9 (S.22) wiedergegeben. Zusammen mit anderen Zahlen (s.auch Abb.6c,d) lässt sich für die Zusammensetzung der Blätter ein regelmässiges Verteilungsmuster aufdecken: Sowohl für das Trockengewicht als auch für den GN als Bezugsgrösse besteht ein Gradient des lN-Gehalts. Verglichen mit den entsprechenden übrigen Etagen der zusammengehörigen Serien, ergibt sich

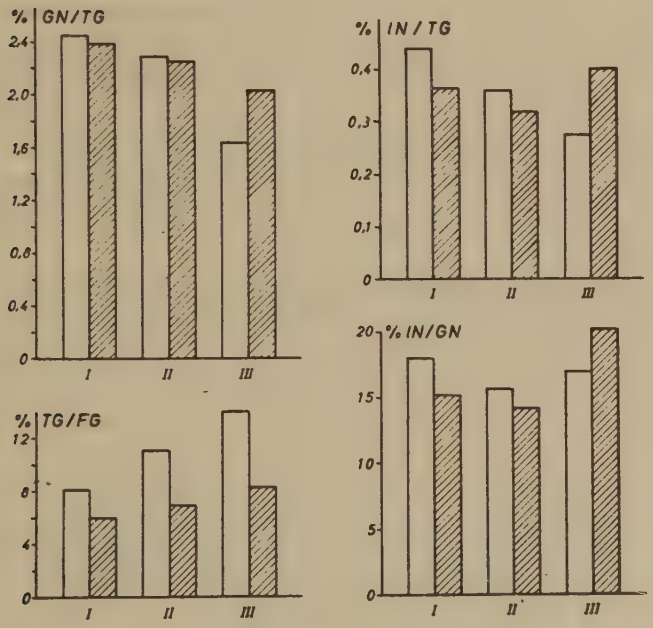

Abb. 5 . Zusammensetzung verschiedener Blattwirtel.
Langtagserie , Kurztagserie;

I : alte Blätter,
II : junge Blätter,
III : Sprossgipfel.

ein minimaler lN-Gehalt der mittleren Blätter, d.h. im Verlauf der Entwicklung durchläuft der lN-Gehalt der Gewebe ein Stadium des geringsten Wertes. Im Gegensatz zum Aminosäuregehalt (MADAN 1956) wird jedenfalls der Maximalwert des lN-Gehalts nicht in den unteren Abschnitten, sondern in der Spitzenregion des Sprosses erreicht. Der niedrigste Wert ist auf den Bereich der maximalen photoperiodischen Empfindlichkeit beschränkt.

Von diesem Gradienten weicht derjenige der Sukkulenz in auffallender Weise ab: Der Wassergehalt der Blätter nimmt stets von oben nach unten zu. Die Sukkulenzzunahme beruht nach Beobachtungen von HARDER und VON WITSCH (1940) auf einer aktuellen Zellvergrösserung und damit einer Volumenzunahme des Vakuolensystems; demnach weist der verschiedene Gradient von Wasser- und lN-Gehalt darauf hin, dass der Gehalt an N-haltigen organischen Bausteinen vom Wassergehalt der Zellen unabhängig ist.

b) Verschiebungen des N-Gehalts der Blätter während der photoperiodischen Behandlung : Zur Beobachtung der Wirkung der photoperiodischen Induktion auf die Blätter von Kalanchoe wurden zwei Serien von fünf Monate alten, 9wirteligen Pflanzen im sommerlichen Langtag (Serie L, 16:8, 4^{30}-20^{30}) bzw. im Kurztag (Serie K, 9:15, 7^{00}-16^{00}) gehalten. Vom Beginn der Kurztagbehandlung an wurden sie gleichzeitig geerntet und konserviert, und zwar an den ersten fünf Induktionstagen und fünf weiteren in grösserem Abstand bis zum 34. Versuchstag. Die Messergebnisse wurden in den Abbildungen 6a-d (S.25 ff.) in derselben Weise ausgewertet und dargestellt, wie sie schon früher für die Analyse der Induktionsvorgänge bei Kalanchoe angewandt wurde (METZNER 1955) und bei den Versuchen zu den Abbildungen 2-4 (s.S. 13) beschrieben ist. Untersucht wurden die unteren (7.-9. Wirtel) und mittleren Blätter (4.-6.Wirtel) sowie die Spitze (1.-3.Wirtel, Blättchen von unter 1 cm Grösse).Für jede Gruppe wurde das Material von zehn Pflanzen vereinigt, wobei je eines der beiden Wirtelblätter um 12^{00}und um 24^{00}

des betreffenden Versuchstages geerntet wurden; diese Wertepaare erscheinen in der folgenden Darstellung nicht gesondert. Bei den Proben der Spross-Spitzen handelt es sich immer nur um eine Tagesernte, weil für dieses Material eine Aufteilung der Gruppe nicht möglich ist, und sich bei nur zehn Pflanzen eine für eine einzige Ernte gerade ausreichende Menge ergibt. Die Spitzen wurden daher jedesmal bis zum späteren Erntetermin eines Versuchstages an der Pflanze belassen, in allen Fällen also zum Mitternachts-Termin geerntet.

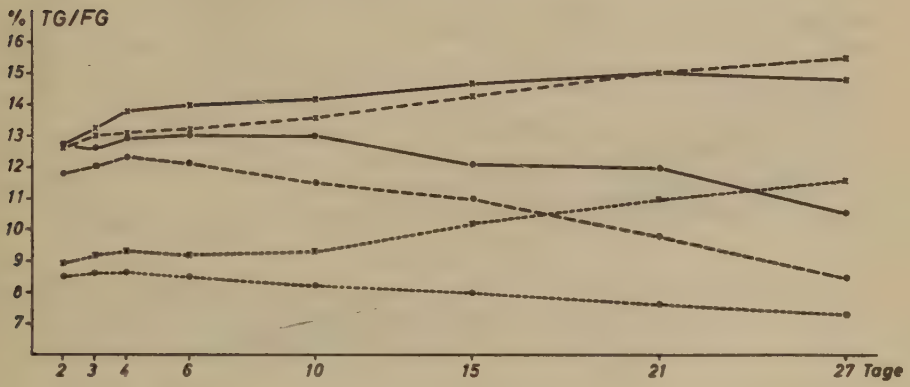

Abb. 6a . Zusammensetzung der Blätter während der photoperiodischen Induktion : Veränderung des Trockengewichts.

×———× Langtagserie, ●———● Kurztagserie;
---------- untere Blätter,
— — — — mittl. Blätter,
———— Sprossgipfel.

Aus den Kurven geht zunächst hervor, dass die Sukkulenz in allen Organen während der Kurztag-Behandlung zunimmt, erkenntlich am Absinken des Wertes " % TG/FG " in der K-Serie gegenüber den Langtag-Kontrollen (Abb. 6a). Dass dieser Wert in den Langtagpflanzen angestiegen ist, muss darauf zurückgeführt werden, dass die verwendeten Pflanzen noch jung und

daher auch in den unteren Wirteln nicht vollständig ausgewachsen waren, so dass in allen Daten eine positive Bilanz der Substanzproduktion zum Ausdruck kommt.

Für das Verhalten des N-Gehalts sei wiederum der Wert für 1N/GN betrachtet: In den unteren Blättern bleibt er während der Behandlung konstant bzw. steigt im Gegensatz zur Kontrollserie nicht offenkundig an, wie es vielleicht im Hinblick auf das Altern der Blätter zu erwarten wäre (Abb. 6d). In den mittleren Blättern ist kein sehr starkes Divergieren der beiden Serien festzustellen, jedoch erfolgt ein grundsätzlich gleichartiger Vorgang, so dass am Ende der Be-

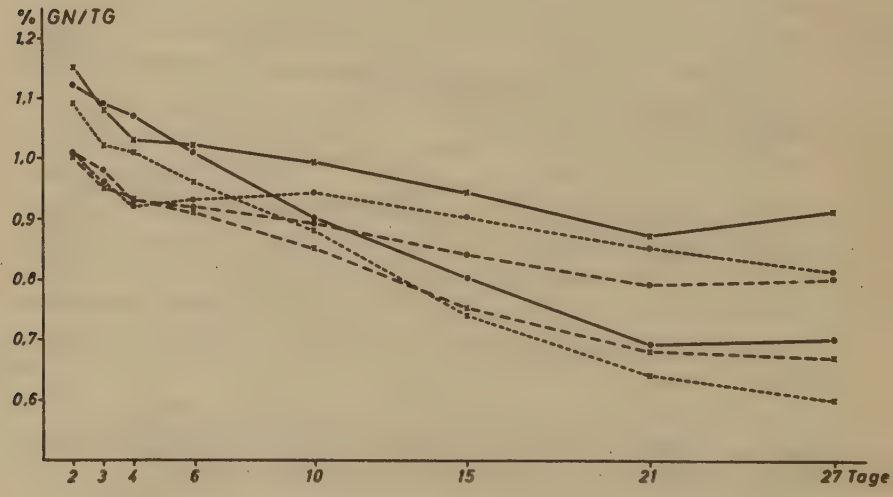

Abb. 6b . Zusammensetzung der Blätter während der photoperiodischen Induktion : Veränderung des Gesamt-N.
Zeichenerklärung s. Abb. 6a .

handlung der 1N-Gehalt der induzierten Pflanzen etwas hinter demjenigen der Kontrollen zurückbleibt. Eine eindeutige Reaktion findet in der photoperiodisch umgestimmten Spitzenzone statt: Nach einigen Tagen Kurztagbehandlung setzt innerhalb des Gesamt-N eine Vermehrung des löslichen N ein, womit sich die Zusammensetzung der induzierten Region von

derjenigen der vegetativen abhebt. Die Spitzen hatten sich in diesem Versuch etwa am 20. Induktionstag in makroskopisch erkennbare Infloreszenzanlagen verwandelt. Dass dieser Anstieg des lN-Gehalts signifikant ist, geht auch aus dem unten beschriebenen Versuch hervor (Abb.7,S.29), der in den induzierten Spitzen vorübergehend einen noch höheren lN-Gehalt gegenüber der vegetativen Spitze zeigt als in Abb. 6d.

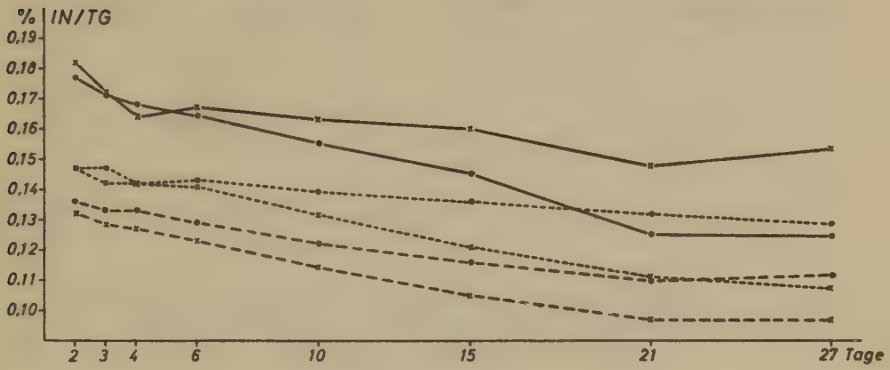

Abb. 6c . Zusammensetzung der Blätter während der photoperiodischen Induktion : Veränderung des Löslichen N. Zeichenerklärung s. Abb. 6a .

Da jene Steigerung zu einer anderen Tageszeit ernalten wurde - im Versuch zu Abb. 6 wurde die Spitze nur nachts geerntet - , kann man im vorliegenden Fall mit einer noch stärkeren Erhöhung rechnen. Damit wäre der Übergang zu den Werten des Blütenstand-Gewebes (Tab.10,S.30) erreicht.

Die vorliegenden Analysen lassen keine weitere Gliederung der Induktionsvorgänge zu. Die frühen Differenzierungsschritte heben sich hier kaum ab; eine "Primärreaktion" - entsprechend den Ergebnissen von METZNER (1955) und MADAN (1956) - ist für die eigenen Messwerte nicht erkennbar.

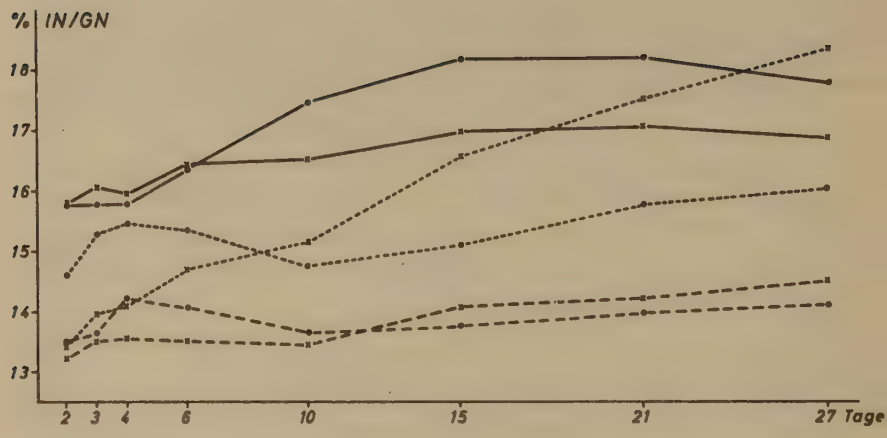

Abb. 6d . Zusammensetzung der Blätter während der photoperiodischen Induktion : Veränderung des Wertes 1N/GN. Zeichenerklärung s. Abb. 6a .

c) Diurnale Schwankungen des N-Gehalts der Blätter :

Wie unter b) beschrieben, wurden die Pflanzen auch an sämtlichen Versuchstagen und in beiden Serien dazu herangezogen, die Zusammensetzung der Blätter für zwei verschiedene Tageszeiten zu beobachten; und zwar war in einer der Blatthälften-Methode analogen Weise je ein Wirtelblatt der verschiedenen Serien um 12^{00}, das andere um 24^{00} geerntet worden. Hier möge der Hinweis genügen, dass sich dabei in keiner der Serien - weder in verschiedenen Tageslängen noch in verschiedenen Wirteln - einheitlich gerichte Differenzen zeigten, sondern die Analysenergebnisse nur auf materialbedingte Schwankungen schliessen lassen. Das Verhalten der Spitzen konnte im übrigen für diese Fragestellung nicht untersucht werden.

In zwei weiteren Versuchsreihen sollte daher der vollständige Licht-Dunkelwechsel eines Langtages und eines Kurztages erfasst werden. In der Abb. 7 (S.29) sind ihre Ergebnisse nebeneinandergestellt.

Das Material war einjährig, mit über 20 Wirteln von stark sukkulenten, verhältnismässig kleinen Blättern auffallend hoch gewachsen. Es wurden zunächst Pflanzen aus dem Langtag (14:10) geerntet, danach bekam das verbliebene Material 30 Kurztage, um dann wie das vorige analysiert zu werden. Zu diesem Zweck wurden in beiden Reihen Gruppen mit je vier

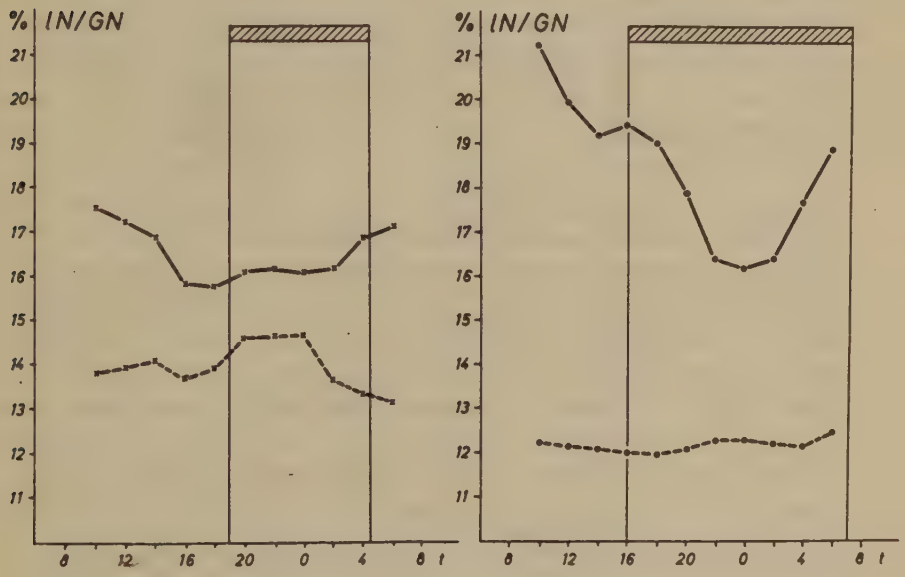

Abb. 7 . Veränderungen der Zusammensetzung der Blätter zu verschiedenen Tageszeiten.

x———x Langtagserie, ----- Blätter,
●———● Kurztagserie; ——— Spitze.

Pflanzen im Abstand von zwei Stunden getrennt konserviert. Die Blätter umfassten den 10.-12. Wirtel, die Spitzen die drei jüngsten Wirtel. Die abgebildeten Kurven (Abb.7) sind ebenso gewonnen wie die der Abbildungen 6a-d. Auch sie zeigen die beschriebene Erhöhung des löslichen N in der induzierten Spitze,die hier aber stärker und besonders während der Ta-

gesstunden voll ausgeprägt ist: Der Wert lN/GN in der jungen Infloreszenz erreicht ein morgendliches Maximum; nachts sinkt der Wert sehr erheblich. Diese Tatsache muss bei der Beurteilung des unter b) erläuterten Versuchs zur Analyse der Induktionsvorgänge berücksichtigt werden, da hier die Proben der Spitzenregion nur nachts geerntet wurden.

Auch die in der Tabelle 10 (S.30) wiedergegebenen Analysen sprechen für eine annähernde Konstanz des lN-Gehalts der Blätter. Für diese Versuchsreihe waren fünf 10wirtelige, zehn Monate alte Pflanzen zur Hälfte um 12^{oo} bzw. um 24^{oo} abgeerntet worden; die Pflanzen hatten stark entwikkelte, voll aufgeblühte Infloreszenzen. Wie die Wirtel

Tabelle 10 .
N-Gehalt von Kalanchoe-Blättern und -Infloreszenzen zu zwei verschiedenen Tageszeiten.

Erntezeit	Frischgew.(g)	Trockengew. (g)	%/FG	Gesamt-N %/TG	‰/FG	Löslicher N %/TG	‰/FG	%/GN
		untere Blätter						
12^{oo}	36,10	2,327	6,4	1,21	0,78	0,221	0,142	18,26
24^{oo}	39,80	2,554	6,4	1,24	0,80	0,225	0,145	18,15
		obere Blätter						
12^{oo}	20,30	1,590	7,8	1,44	1,13	0,210	0,164	14,58
24^{oo}	20,35	1,655	8,1	1,44	1,17	0,204	0,166	14,17
		Infloreszenzen						
12^{oo}	19,90	3,454	17,4	1,50	2,60	0,356	0,618	23,73
24^{oo}	20,10	3,576	17,8	1,44	2,56	0,372	0,662	25,83

(obere Blätter 1.-4.,untere Blätter 8.-10. Wirtel) wurden auch die Dichasien in zwei Erntezeiten jeweils zur Hälfte konserviert,wobei jede Probe vorher von Internodienstücken und Blütenstielen befreit war; fast alle Blüten waren frisch entfaltet, nur vereinzelte bereits welk. Der lN-Gehalt der Blüten ist nicht nur der höchste der oberirdischen Teile von Kalanchoe, er zeigt vielmehr auch - zum Unterschied von den vegetativen Teilen - deutliche Differenzen zwischen den beiden Proben. Eine periodische Schwankung kann selbstverständlich aus nur zwei Messungen nicht gefolgert werden.

Diskussion.

In allen Teilen der Pflanze scheinen jederzeit Eiweisssynthese und -hydrolyse nebeneinander zu verlaufen; das Ausmass dieser beiden gegensinnigen Prozesse kann innernalb weiter Grenzen und offenbar weitgehend unabhängig voneinander schwanken. Von diesem komplexen Geschehen vermag uns eine Analyse der Bilanz nur gleichsam eine "Momentaufnahme" zu liefern; erst durch den Vergleich mehrerer aufeinanderfolgender Aufnahmen sind wir in der Lage, den Verlauf dieser Prozesse einigermassen zu erfassen. Durch den Einsatz markierter Verbindungen sind uns allerdings ganz neue Möglichkeiten gegeben, Synthese und Hydrolyse eingehender zu verfolgen (CHIBNALL 1954, CHIBNALL and WILTSHIRE 1954).

Dass allein die Mengenverhältnisse das Gleichgewicht zwischen Protein-N und Aminosäuren bestimmen (PETRIE and WOOD 1938a,b;WOOD and PETRIE 1938, PHILLIS and MASON 1942b), ist unwahrscheinlich; denn die Synthese einer bestimmten Proteinmenge wird nicht einfach durch die Zufuhr einer entsprechenden Menge von Aminosäuren ausgelöst. Der Einfluss des Lichts auf den Quotienten lN/Protein-N ist wiederholt untersucht worden (PEARSALL and BILLMORIA 1938,1939); seine mittelbare Beteiligung ist am leichtesten verständlich, wobei die Stabilisierung des Gleichgewichts durch den Kohlenhydrat-Stoffwechsel bewirkt wird. In diesem Fall können einerseits die Ausgangsstoffe für die Synthese der Aminosäuren, andererseits die Energie für ihre Verknüpfung bereitgestellt werden (PAECH 1935,CHIBNALL 1939,GREGORY and SEN 1937,RICHARDS 1938,WEBSTER 1959). Möglicherweise greifen auch pflanzliche Hormone in diese Prozessketten ein. Jedenfalls wurde dies wiederholt angenommen (ALI-SADE 1941), und die Erfahrungen über die Wirkungen des Kinetins scheinen sehr für die Möglichkeit einer wirkstoffbedingten Regulation des Proteinstoffwechsels zu sprechen (MOTHES,ENGELBRECHT und KULAJEWA 1959).

Es bleibt nun aber zu bedenken, dass wir die Pflanze nicht als ein geschlossenes System behandeln dürfen, sondern dass alle Teile in einem ständigen Austausch miteinander

stehen. Dass wir derartige Transportvorgänge nicht vernachlässigen dürfen, zeigten die vorstehend geschilderten Versuche an Phaseolus, in denen durch Einstellung bestimmter relativer Luftfeuchtigkeiten über willkürliche Änderungen der Transpirationsbedingungen auch die Leitungsvorgänge beeinflusst wurden.

Die an Kalanchoe und an Phaseolus gewonnenen Ergebnisse können nur sehr bedingt miteinander verglichen werden. Beide Pflanzen repräsentieren gerade hinsichtlich ihres N-Haushaltes zwei unterschiedliche Stoffwechseltypen, wie es unter anderem in der Entgiftung des Ammoniaks zum Ausdruck kommt. Die starken diurnalen p_H-Schwankungen (BECKER 1953) und die untergeordnete Rolle der Amide (MADAN 1956) legen es nahe, Kalanchoe zu den Säurepflanzen zu stellen; dieser Stoffwechseltyp ist durch die Eigenart gekennzeichnet, das Ammoniak in dissoziierbaren, p_H-abhängigen Bindungen festzulegen (RUHLAND und WETZEL 1926, LISS 1958). Für Säurepflanzen sind tagesperiodische Veränderungen des lN-Gehalts nie mit Sicherheit gefunden worden (PUCHER und Mitarbeiter 1948,SIDERIS und Mitarbeiter 1948). Demgegenüber verfügt Phaseolus über einen ausgeprägten Amid-Stoffwechsel; diese Pflanze entgiftet und speichert das Ammoniak wohl in erster Linie als Asparagin (CHIBNALL 1924b,ENGELBRECHT 1955,MEYER-MEVIUS 1959), welchem nach STEWARD (1959) eine besondere Bedeutung im Tagesstoffwechsel zukommt.

Betrachten wir nun zunächst Phaseolus; in den Primärblättern liess sich eine diurnale Veränderung im N-Haushalt erkennen, die sich z.B. in den Schwankungen der Grösse lN/GN widerspiegelt. Hier wurde ein mittägliches Maximum und ein mitternächtliches Minimum gefunden. Die Ursache dieser Schwankung kann in drei ganz verschiedenen Vorgängen gesucht werden:

1. Der Gesamt-N-Gehalt bleibt mehr oder weniger konstant; das Verhältnis von Zustrom und Abtransport ändert sich im Laufe eines Tages nicht. Die Schwankungen der Grösse lN/GN beruhen dann ausschliesslich auf Veränderungen im

Gleichgewicht zwischen Proteinsynthese und Hydrolyse, d.h. aber: die beiden betrachteten Fraktionen Protein-N und löslicher N bilden stets eine konstante Summe.

2. Der Gehalt an Protein-N bleibt konstant; die Veränderungen beruhen auf einer Zunahme des lN bis zum Mittag, was durch gesteigerte Zufuhr und/oder durch gedrosselten Abtransport verursacht sein könnte.
3. Der Gehalt an lN bleibt konstant; dann müssen Proteinmenge und Translokationsgeschwindigkeit gleichzeitig schwanken. Der Gesamt-N und damit der Proteingehalt müssten also bis Mitternacht zunehmen, anschliessend muss die Ableitungsgeschwindigkeit für die Eiweissbausteine erhöht werden, um mit dem einsetzenden Eiweissabbau Schritt halten zu können.

Im Falle 1 und 2 gibt die Kurve für lN/GN direkt den Verlauf des Rhythmus wieder; im Fall 3 gilt der spiegelbildliche Verlauf. Die nachfolgende Tabelle 11 (S.33) soll dazu dienen, zwischen diesen Möglichkeiten zu entscheiden.

In der Spalte 1 sind direkte Analysendaten von drei verschiedenen Experimenten (a,b,c) wiedergegeben. Ihre Differenz gegen 100 ergibt die Zahlen der Spalte 2, d.h. den Gehalt an Eiweiss-N. Drückt man die Werte der Spalte 1 als Prozent der Werte von Spalte 2 aus, so kommt man zu den in der Spalte 3 eingesetzten Zahlen. Bei umgekehrter Berechnung erhält man die Zahlen der Spalte 5. In den beiden restlichen Spalten 4 bzw. 6 sind die Zu- bzw. Abnahmen zwischen der Mittags- und der Mitternachtsmessung in Prozent (bezogen auf den kleineren der beiden Werte) ausgedrückt.

Tabelle 11 .
Umrechnung von Versuchsdaten.
(Erläuterungen s.im Text)

1:Gesamt-N =100 %				2:Protein-N =100 %			3:Löslicher N =100 %		
1		2		3		4	5		6
lN/GN		Prot.N/GN		lN/Prot.N %		Diff.	Prot.N/lN %		Diff.
12^{oo}	24^{oo}	12^{oo}	24^{oo}	12^{oo}	24^{oo}		12^{oo}	24^{oo}	
a 23	17	77	83	30	21	43	335	488	43
b 20	15	80	85	25	18	40	400	567	42
c 17	13	83	87	21	15	40	488	670	37

Aus diesen Zahlen lässt sich nun folgendes entnehmen: Um die tatsächlich gemessenen Schwankungen zu erklären, müssten in den Fällen 2 und 3 jeweils rund 40 % der als veränderlich angenommenen Komponente transportiert werden. Nimmt man für lN/GN einen Wert von 1/4 an, so würde das bedeuten, dass in dem Fall 2 etwa 8-10 % des GN und in dem Fall 3 etwa 30-35 % des GN transportiert werden müssten. Damit kann man aber die Möglichkeit des Falles 3 ausschliessen; denn GN-Veränderungen dieser Grösse wären in den Versuchen mit Sicherheit erfasst worden. Ausserdem müssten sich im Fall 3 zu jedem Zeitpunkt Proteinhydrolyse und Abtranport der Spaltprodukte die Waage halten. Weniger leicht lässt sich zwischen den Möglichkeiten 1 und 2 entscheiden, da Schwankungen von weniger als 10 % durch die Uneinheitlichkeit des Versuchsmaterials überdeckt werden könnten.

In den meisten Arbeiten (s.Einleitung) wird von den Autoren angenommen, dass die Blätter ein abendliches GN-Maximum zeigen, auf das in den Nachtstunden eine Auswanderung von lN erfolgt. Das lässt sich in den vorstehenden Versuchen nicht bestätigen. Der Grund für diese scheinbare Diskrepanz mag darin zu suchen sein, dass bei den meisten der früheren Untersuchungen stark wachsende Organe an der Pflanze belassen wurden; diese haben offenbar die Eiweiss-Spaltprodukte an sich gezogen. Dagegen waren in den vorliegenden Versuchen durch das Fehlen stark wachsender Blätter keine vergleichbaren Verhältnisse gegeben.

Die entgegengesetzte Annahme - entsprechend Fall 2 - , wonach das Maximum des Gesamt-N am Vormittag liegt und die lN-Auswanderung nachts gedrosselt ist, wird durch einige Beobachtungen gestützt, die eine Beteiligung der Wurzel wahrscheinlich machen. NELSON und GORHAM (1959a,b) fanden, dass Wurzeln den bevorzugten Partner bei der N-Abwanderung aus den Blättern darstellen; nach VAN DIE (1959), STOYEV und Mitarbeitern (1959) und MOKRONOSOV und Mitarbeitern (1959) besteht für die Wurzeln ein diurnaler Aktivitätsrhythmus in der Abgabe von Aminosäuren. Selbstverständlich wird die

Wurzelaktivität ihrerseits von der Tätigkeit der Blätter abhängen; ohne ihre Beteiligung wäre aber eine nächtliche Zunahme des lN-Gehalts der Blätter nicht zu erklären.

Bei Kalanchoe zeigte die Weiterentwicklung induzierter und nicht induzierter Exemplare Unterschiede, wobei offen bleiben muss, ob diese Ursache oder Folge der Differenzierungsprozesse sind. Für die Beobachtung des Verhaltens der Blüten ist es wichtig zu wissen, dass eine voll ausgebildete Infloreszenz mehrere Tage hindurch in Blüte steht, und dabei aus Knospen, reifen und absterbenden Blüten zusammengesetzt ist. Die beschriebenen Unterschiede zwischen Tag- und Nachtmessungen haben daher sicherlich nichts mit Abblüherscheinungen zu tun, wie sie PHILLIS und MASON (1936) und SCHUMACHER (1932) für Eintagsblüten angaben. Viel eher muss für Kalanchoe angenommen werden, dass die angegebenen Änderungen auf die diurnale Rhythmik dieser Pflanze zurückgehen; eingehende Bearbeitungen der periodischen Bewegungserscheinungen von Kalanchoe-Blüten verdanken wir BÜNSOW (1953).

In den vorliegenden Versuchen ergab sich ein maximaler Wert für den Quotienten lN/GN für die Spitze . Das stimmt überein mit den von MADAN (1956) bei seinen Aminosäure-Untersuchungen erzielten Ergebnissen. Den höchsten Wert aller oberirdischen Teile fand auch MADAN in den Infloreszenzen.

Die im Verlauf der photoperiodischen Induktion auftretenden Verschiebungen der hier gemessenen Grössen - Trockengewicht/Frischgewicht, GN-Gehalt/Trockengewicht, lN-Gehalt/Trokkengewicht, lN/GN - ergaben ein ähnliches Bild, wie es GULICH (1960) für den DNS-Gehalt der Kalanchoe-Blätter fand: Die Wertänderungen verliefen nach Stärke und Richtung einheitlich.

Eine Deutung der Zusammenhänge im Sinne von PEARSALL und EWING (1929) erscheint für die Beobachtungen an Kalanchoe unzulässig, da Sukkulenzzunahme und Vermehrung des löslichen N-Gehalts durchaus nicht immer parallel verlaufen.

Eine Gliederung des Induktionsvorgangs in verschiedene Phasen, wie sie sich aus den von METZNER (1955), MADAN (1956) und GULICH (1960) gemessenen Grössen für die ersten Induktionstage ergab, liess sich in der vorliegenden Arbeit nicht erkennen. Es muss daher vorläufig offenbleiben, ob Analysen der N-Bilanz photoperiodisch empfindlicher Pflanzen unmittelbare Einblicke in Stoffwechselvorgänge liefern, welche in direkte Beziehung zum eigentlichen Induktionsprozess gebracht werden können.

Zusammenfassung.

Für Primärblätter von Phaseolus multiflorus und verschiedene Sprossabschnitte von Kalanchoe blossfeldiana wurden im Laufe verschiedener Licht-Dunkel-Zyklen die Fraktionen "Gesamt-N" (GN) und "löslicher N" (lN) gemessen. Dabei dienten das Frischgewicht und das Trockengewicht als Bezugsgrössen.

Es erwies sich als unerlässlich, die geernteten Blätter sehr sorgfältig zu trocknen. Als besonders geeignete Konservierungsmethode wurde die Gefriertrocknung des Materials angewandt; Vergleichsversuche zeigten, dass bei Hitzetrocknung ein Teil des Eiweisses hydrolysiert wird.

Bei Phaseolus ergaben Untersuchungen nach der Blatthälften-Methode, dass der Quotient lN/GN im Laufe eines Licht-Dunkelwechsels sich regelmässig ändert, indem er zwischen einem mittäglichen Maximum und einem mitternächtlichen Minimum schwankt. Ein direkter Zusammenhang zwischen Zyklenlänge und dem Massengleichgewicht Eiweiss-N / lN war nicht festzustellen. Dagegen liess sich dieses Gleichgewicht durch Änderungen anderer Aussenbedingungen (z.B. der Luftfeuchtigkeit) beeinflussen. Für den Rhythmus muss eine Mitwirkung der Wurzel angenommen werden. Durch laufendes Dekapitieren lässt sich der Gehalt an löslichem N niedrig halten; die Zusammensetzung der N-Fraktionen alter Primärblätter entspricht dann der physiologisch bedeutend jüngerer Blätter.

Bei Kalanchoe erwies sich der N-Gehalt der Blätter als deutlich altersabhängig; der Gradient der Menge an löslichem N innerhalb des Sprosses ist dem des Aminosäuregehalts vergleichbar.

Im Verlauf eines Licht-Dunkel-Zyklus' lassen sich für die vegetativen oberirdischen Teile keine Änderungen des Gehalts an Gesamt-N und löslichem N im Trockengewicht oder im Frisch-

gewicht bzw. löslichem N, bezogen auf den Gesamt-N, erkennen. Lediglich die induzierte und die ausdifferenzierte blühende Spitzenregion ergaben Anhaltspunkte für einen diurnalen Wechsel im lN-Gehalt.

Während photoperiodischer Induktion ändern sich die Werte für den lN-Gehalt von Blättern und Spitze annähernd linear. Sie sind damit den Änderungen der Sukkulenz und des DNS-Gehalts zu vergleichen. Kurzdauernde Konzentrationsänderungen im Laufe der ersten Induktionspnase, wie sie für freie und proteingebundene Aminosäuren zu beobachten sind, zeigten sich in den vorliegenden Versuchen in keinem Fall.

Die vorliegende Arbeit wurde im Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Göttingen durchgeführt. Herrn Professor R. Harder danke ich für die Anregungen zu diesen Untersuchungen, Herrn Dozent Dr. H. Metzner für die Hilfe bei ihrer Durchführung und Auswertung.

Literatur.

Ali-Sade, M. : Assimilation des Stickstoffs durch die Leguminosen. Dokl.Acad.Sc.URSS 30,256-259 (1941).

Becker, T. : Wuchsstoff- und Säureschwankungen bei Kalanchoe blossfeldiana in verschiedenen Licht-Dunkelwechseln. Planta 43,1-24 (1953).

Bünning, E. : Die physiologische Uhr. Berlin 1958.

Bünning, E. : Biological Clocks. Cold Spring Harbor Symp.Quant.Biol. 25,1-9 (1960).

Bünsow, R. : Endogene Tagesrhythmik und Photoperiodismus bei Kalanchoe blossf.. Planta 42,220-252 (1953).

Chibnall, A.C. : Diurnal variations in the total nitrogen content of foliage leaves. Ann.Bot.37,511-518 (1923).

Chibnall, A.C. : Investigations on the nitrogen metabolism of the higher plants V. : Diurnal variations in the protein nitrogen of Runner-bean leaves. Biochem.J.18,387-394 (1924a).

Chibnall, A.C. : Investigations.....VI. : The role of Asparagine in the metabolism of the mature plant. Biochem.J.18,395-404 (1924b).

Chibnall, A.C. : Protein metabolism in the plant. Yale Univ.Press 1939.

Chibnall, A.C. : Protein metabolism in rooted Runner-bean leaves. The New Phytol.53,31-37 (1954).

Chibnall, A.C., and G.H.Wiltshire : A study with isotopic nitrogen of protein metabolism in detached Runner-bean leaves. The New Phytol.53,38-43 (1954).

Curtis, O.F. : The Translocation of Solutes in Plants. Mc Graw Hill Book 1935.

Denny, F.E. : The twin-leaf method of studying changes in leaves. Amer.J.Bot.17,818-841 (1930).

Denny, F.E. : Changes in leaves during the night. Contr.Boyce Th.Inst.4,65-83 (1932).

van Die, J. : Diurnal rhythm in the amino acid content of xylem exudate from tomato plants bleeding under constant environmental conditions. Proc.Kon.Nederl.Acad.Wet., C,62,50-58 (1959).

Ehrenberg, M. : Beziehungen zwischen Fermenttätigkeit und Blattbewegungen bei Phaseolus multiflorus unter verschiedenen photoperiodischen Bedingungen. Planta 38,244-279 (1950).

Engelbrecht, L. : Über Allantoinsäure und Allantoin IV. : Ihre Beziehungen zu den Säureamiden bei der Keimung von Phaseolus vulgaris. Flora 142,25-44 (1955).

Garner, W.W., and H.A.Allard : Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. J.Agric.Res.18,553 (1920).

Gouwentak, C.A. : Untersuchungen über den Stickstoff-Stoffwechsel bei Helianthus annuus. Rec.trav.bot.néerl.26,19-96 (1929).

Gregory, F.G., I.Spear, and K.V.Thimann : The interrelation between CO_2-metabolism and photoperiodism in Kalanchoe blossfeldiana. Plant Physiol.29,220-229 (1954).

Gulich, L. : Veränderungen in der Nukleinsäure-Fraktion grüner Blätter im Zusammenhang mit photoperiodischer Induktion. Planta 54,374-393(1960).

Harder, R. und O.Bode : Über die Wirkung von Zwischenbelichtungen während der Dunkelperiode auf die Infloreszenzen von Kalanchoe blossfeldiana. Planta 33,469-504 (1943).

Harder, R. und H.v.Witsch : Über den Einfluss der Tageslänge auf den Habitus, besonders die Blattsukkulenz, und den Wasserhaushalt von Kalanchoe blossfeldiana. Jb.wiss.Bot.89 ,354-411 (1940).

Heath, O.V.S., and F.L.Milthorpe : Studies on stomatal behaviour V.: The role of CO_2 in the light response of stomata. J.Exp.Bot.1,227-243 (1939).

Hemberg, T. und H.Flück : Die Tagesperiodizität des Alkaloidgehaltes und des Gehalts an übrigen N-haltigen Stoffen bei Datura stram.. Pharm.Acta Helv.28,74-85 (1953).

Klebs, G. : Über Probleme der Entwicklung. Biol.Zbl.24,481-501 (1904).

Leonard, O.A. : Seasonal studies of tissue functions and organic solute movement in the Sunflower. Plant Physiol.11,25-61 (1936).

Liss, J. : Untersuchungen zum Problem der Ammoniak-Entgiftung bei Säurepflanzen. Flora 146,625-631 (1958).

Madan, Ch.L. : Die Verteilung der freien Aminosäuren in der Pflanze und ihre Beeinflussung durch photoperiod.Induktion. (Unters.an Kalanchoe blossfeldiana) Planta 47,53-80 (1956).

Maskell, E.J., and T.G.Mason : Studies on the Transport of nirogenous substances in the cotton plant I. Preliminary observations on the downward transport of nitrogen in the stem. Ann.Bot.43,205-231 (1929).

McKee, H.S. : Nitrogen metabolism in leaves. Hdb.Pflphysiol.VIII,516-534 (1958).

Metzner, H. : Veränderungen der Blattproteine bei photoperiodischer Induktion. Planta 45,493-534 (1955).

Meyer-Mevius, U. : Vorkommen und Transport von Kohlenhydraten und Stickstoffverbindungen in den pflanzlichen Leitungsbahnen. Flora 147,553-594 (1959).

Mokronosov, A.T., L.V.Ivanova und V.P.Zolnikova : Die Synthese von Aminosäuren in den Wurzeln der Kartoffelpflanze zu verschiedenen Zeitpunkten des Tages und unter versch.photoperiod.Verhältnissen. Fiziol.Rastenij 6,158-164 (1959),zit.n. Ber.wiss.Biol.139,197 (1959).

Mothes, K. : Beitr.z.Kenntn.d.N-Stoffw.höh.Pfl.I. Unter Ausschluss d.Keimlingsstadiums u.unter bes.Berücks.d.Säuramide. Planta 1,472-552 (1926).

Mothes, K.: Beitr...III.Unter bes.Ber.d.Blattalters u.d.Wasserhaushalts. Planta 12,686-731 (1931).

Mothes, K., L.Engelbrecht und O.Kulajewa : Über die Wirkung des Kinetins auf Stickstoffverteilung und Eiweiss-Synthese in isolierten Blättern. Flora 147,445-464 (1959).

Murneek, A.E. : Biochemical studies of photoperiodism in plants. Missouri Agron.Exp.Stat.Bull.268 (1937)

Nelson, C.D., and P.R.Gorham : Physiological control of the distribution of translocated amino acids and amids in young Soybean plants. Canad.J.Bot.37,439-447 (1959b).

Nelson, C.D., and P.R.Gorham : Translocation of ^{14}C-labelled amino acids and amids in the stem of young Soybean plants. Canad.J.Bot.37,431-438 (1959a).

Nightingale, G.T. : The chemical composition of plants in relation to photoperiodic changes. Wisconsin Agr.Exp.Stat.Bull.74(1927).

Paech, K. : Über die Regulation des Eiweissumsatzes und über den Zustand der proteolytischen Fermente i.d.Pflanzen. Planta 24,78-129 (1935).

Parker, M.W., and H.A.Borthwick : Effect of photoperiod on development and metabolism of the Biloxi Soybean. Bot.Gaz.100,651-689 (1939).

Pearsall, W.H., and M.C.Billimoria : Effect of age and season on protxein synthesis in detached leaves. Ann.Bot.2,317-333 (1938).

Pearsall, W.H., and M.C.Billimoria : Influence of light on nitrogen metabolism in detached leaves. Ann.Bot.3,601-618 (1939),

Pearsall, W.H., and J.Ewing : The relation of nitrogen metabolism to plant succulence. Ann.Bot.43,27-34 (1929).

Petrie, A.H.K., and J.G.Wood : Studies on the nitrogen metabolism of plants I. The relation between the content of proteins, amino acids, and water in the leaves. Ann.Bot.2,33-60 (1938a).

Petrie, A.H.K., and J.G.Wood : Studies...III. On the effect of water content on the relationship between protein and amino acid. Ann.Bot.2,887-898 (1938b).

Phillis, E., and T.G.Mason : Further studies on transport in the cotton plant VI. Interchange between the tissues of the corolla. Ann.Bot.50,679-697 (1936).

Phillis, E., and T.G.Mason : On diurnal variations in the mineral content of the leaves of cotton plant. Ann.Bot.6,437-442 (1942a),

Phillis, E., and T.G.Mason : Studies on the partition of the mineral elements in the cotton plant III. Mainly concerning nitrogen. Ann.Bot.6,469-486 (1942b).

Pucher, G.W., C.S.Leavenworth, W.D.Ginter, and H.B.Vickery : Correction data for protein nitrogen in leaves of Bryophyllum calycinum. Plant Physiol.23,149-151 (1948).

Rau, W. : Über die Wirkung des zu verschiedenen Tageszeiten gebotenen Lichtes auf Substanzproduktion und Stickstoffgehalt von Keimpflanzen. Z.Bot.42,305-329 (1954).

Richards, F.J. : Physiological studies in plant nutrition VIII. The relation of respiration rate to the carbohydrate and nitrogen metabolism of the Barley leaf as determined by K and P supply. Ann.Bot2,491-534 (1938).

Ruhland, W. und K.Wetzel : Zur Physiologie der organischen Säuren in grünen Pflanzen I. Wechselbeziehungen im Stickstoff- und Säurestoffwechsel von Begonia semperflorens. Planta 1,558-564 (1926).

Schumacher, W. : Über Eiweissumsetzungen in Blütenblättern. Jb.wiss.Bot75,581-601 (1932),

von Sanden, H. : Praktische Mathematik. Leipzig 1948.

Sideris, C.P., H.J.Young, and H.Q.Chun : Diurnal changes and growth rates as associated with ascorbic acid, titratable acidity, carbohydrate, and nitrogenous fractions in the leaves of Ananas comosus. Plant Physiol.23,38-69 (1948).

Sircar, S.M., and B.N.De : Studies in the physiology of rice IV. The effect of photoperiodic induction on nitrogen metabol.of winter paddy. Proc.Nation.Inst.Sci.India 14,263-270 (1948).

Smirnow, A.I. : Über die biochemischen Eigentümlichkeiten des Alterns der Laubblätter. Planta 6,687-766 (1928).

Steward, F.C. : Nutritional and environmental effects on the nitrogen metabol.of plants. Symp.Soc.Exp.Biol. XIII,148-176 (1959).

Stoyev, K.D., P.T.Mamarov, and I.P.Benchev : Chromatographic analysis of sugars and free amino acids of the bleeding sap of grape vines. Fiziol.Rastenij 6,408-414 (1959),zit.n. Ber.wiss.Biol.144 ,175 (1960).

Voskresenskaja, N.P.und G.S.Grischina : Die Wirkung der Intensität und der spektralen Zusammensetzung des Lichtes auf Stoffwechsel und Ertrag. Sowjetwissensch.,Naturwiss.Beiträge 7,748-753 (1959).

Webster, G.C. : Nitrogen metabolism in plants. Row-Peterson Biol.Monographs 1959.

Wilson, C.C. : The effect of some environmental factors on the movement of guard cells. Plant Physiol.23,5-37 (1948).

Wood, J.G., and A.H.K.Petrie : Studies...II. Interrelations among soluble nitrogen compounds, water, and respiration rate. Ann.Bot.2,729-750 (1938).

Zaleski, W. : Über die Rolle des Lichtes bei der Eiweissbildung in den Pflanzen. Ber.dtsch.bot.Ges.27,56-62 (1909).

Lebenslauf.

Am 13. Juli 1930 wurde ich als Sohn des Volksschullehrers Wilhelm Brinkmann und seiner Ehefrau Hanna geb. Ahrens in Zebelin, Kreis Dannenberg geboren. Nach dem Besuch der Grundschule in Rosche, Kreis Uelzen und der Städtischen Oberschule für Jungen in Uelzen schloss ich meine Schulzeit mit der Reifeprüfung 1949 ab. Zum Wintersemester 1949/50 begann ich an der Technischen Hochschule Braunschweig mit dem Studium der Biologie und Chemie, das ich 1951 an der Universität Göttingen fortsetzte.

In der Zeit von 1955-1958 konnte ich die Experimente zu der vorliegenden Dissertation im Pflanzenphysiologischen Institut bei Herrn Prof. Dr. R. Harder durchführen.

Meine akademischen Lehrer waren in Braunschweig die Herren Professoren GASSNER, BOETTGER, INHOFFEN, SCHWARTZ, CARIO und in Göttingen die Herren Professoren HARDER, FIRBAS, HENKE, PIEPHO, BROCKMANN, RIPPEL, SCHLEGEL und Herr Dozent Dr. METZNER.

Gesamtherstellung: DIE REPROGRAFIE · Karl Mayer KG.
Stuttgart N Friedrichstraße 45